

Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn
Direktor: Prof. Dr. W. Kloft

Zur Biologie des Hummelparasiten *Sphaerularia bombi* Dufour 1886 (Nematoda, Tylenchida)

Von

GUNTER MADEL

Die Lebensweise des in der Leibeshöhle verschiedener Hummelköniginnenarten parasitierenden weiblichen Nematoden *Sphaerularia bombi* wurde von Schneider (1866), Leuckart (1887), Hattingen (1956) und Stein (1956 a+b) beschrieben. Trotzdem sind unsere Kenntnisse über diesen hochinteressanten Fadenwurm in vielerlei Hinsicht noch sehr lückenhaft.

Vorliegende Arbeit befaßt sich mit der Lebensweise des Parasiten; die mitgeteilten Befunde sind Ausgangspunkt einer ausführlichen Studie über *Sphaerularia bombi*, die Untersuchungen zur Histologie, Epidemiologie und Stoffwechselphysiologie zum Inhalt hat.

Die Untersuchungen von Hattingen (1956), Stein (1956 a+b), Madel (1966) haben gezeigt, daß in bestimmten Gebieten in und um Bonn die Befallsintensität und -extensität der Hummelköniginnen mit *Sphaerularia bombi* sehr hoch ist. Die Erdhummel *Bombus terrestris*, die Steinhummel *B. lapidarius* und die Mooshummel *B. pratorum* zeigten von den 10 in Bonn und Umgebung untersuchten Arten den stärksten Sphaerulariabefall. Bei *B. terrestris* betrug der Parasitierungsgrad nicht selten bis zu 50 %. Die im folgenden dargelegten Befunde beziehen sich deshalb ausschließlich auf Untersuchungen und Beobachtungen an Hummeln, die in Bonn (Kreuzberg, Botanischer Garten) und der Umgebung (Alfter) gefangen wurden.

Herrn Prof. Dr. W. Kloft schulde ich Dank für seine kritische Durchsicht des Manuskriptes. Für die wertvollen Ratschläge und die Mithilfe bei der Gestaltung der graphischen Darstellung des Entwicklungskreislaufes von *Sphaerularia bombi* danke ich Herrn Dr. E. Wolfram auch an dieser Stelle sehr herzlich.

Der Entwicklungskreislauf von *Sphaerularia bombi*

(vgl. Abb. 1, Fig. 1—10)

Die ca. 1,1 mm langen Sphaerulariaweibchen dringen während der Herbstmonate auf noch unbekanntem Wege (eine Einwanderung über Mund, After, Stigmen oder durch die Intersegmentalhäute wäre möglich)

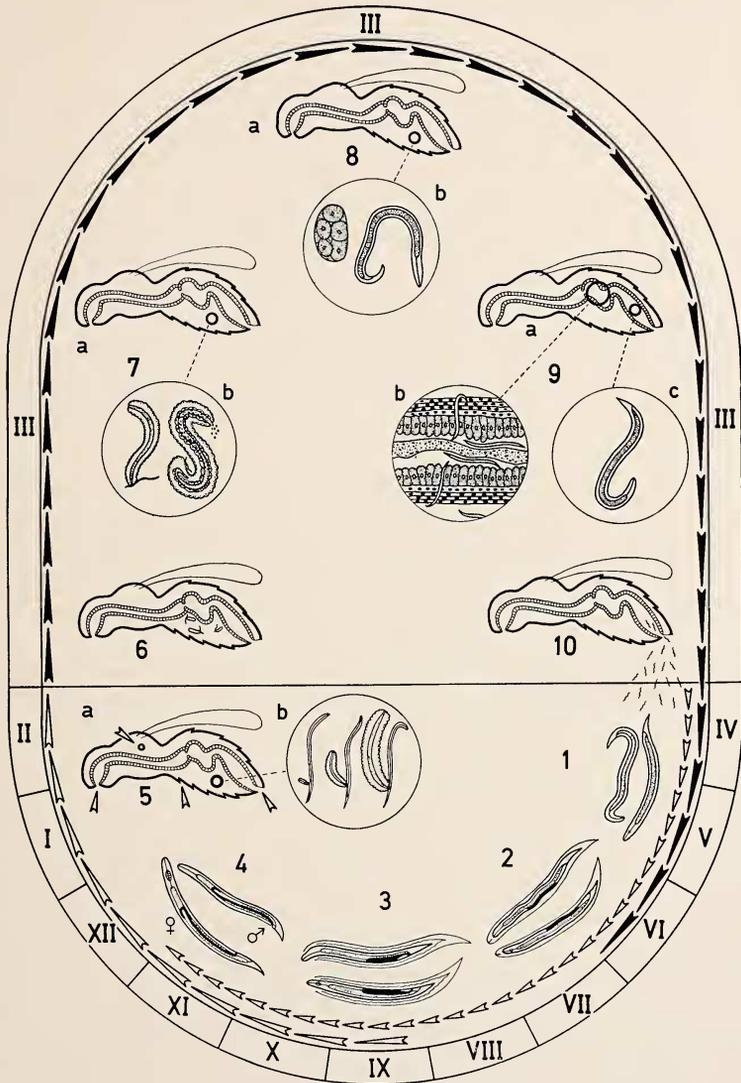


Abb. 1. (Fig. 1—10):
Entwicklungskreislauf von *Sphaerularia bombi*. Original. Erklärung
der Symbole:

-  Freilandphase der infizierten Hummelkönigin
-  Überwinterungsphase einer diesjährig infizierten Hummelkönigin
-  Freilandphase der *Sphaerularia*-Larven
-  Auswanderungsphase der *Sphaerularia*-Larven (aus dem Wirt)
-  Einwanderungsphase der weiblichen Sphaerularien (in den Wirt)
- I—XII = Januar bis Dezember
-  Weitere Erklärungen im Text.

in die Leibeshöhle überwintender Hummelköniginnen ein und beginnen hier mit der höchst eigenartigen Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane (Fig. 5 a+b).

Nach Leuckart (1887) stülpt sich die Vagina des weiblichen Wurmes handschuhfingerartig durch die Vulva des Weibchens nach außen, wobei sie gleichzeitig die übrigen Teile des Geschlechtstraktes (Uterus und Ovar) nachzieht. Schließlich befindet sich der gesamte Geschlechtstrakt außerhalb des Wurmes (Fig. 5 a+b). Während des Ausstülpungsprozesses wächst auch ein Teil des Darmtraktes des weiblichen Wurmes durch Divertikelbildung in den ausgestülpten Sphaerulariaschlauch hinein und übernimmt in diesem als „Fettkörper“ Speicherfunktionen. Die ehemaligen Vaginazellen werden zum nahrungsresorberenden Epithel. Der anhängende Wurm ist für die weitere Entwicklung des Schlauches ohne jede Bedeutung; er stirbt während der unterschiedlichsten Entwicklungsstadien des Schlauches ab (Leuckart 1887).

Nach eigenen Befunden vollzieht sich die Entwicklung des Parasiten im Wirt wie folgt: Zunächst kann sich der ausgestülpte Sphaerulariaschlauch in Abhängigkeit von den Freilandtemperaturen und dem Zeitpunkt der Infektion im Verlaufe der Winterruhe verschieden weit entwickeln. Hummeln, die im Frühjahr nach Beendigung ihrer Winterruhe gefangen wurden, können deshalb in ihrer Leibeshöhle Sphaerulariaschläuche in den verschiedensten Entwicklungszuständen beherbergen. Nicht selten hat der ausgestülpte Geschlechtstrakt der *Sphaerularia*-Weibchen bereits im zeitigen Frühjahr seine definitive Größe — ca. 20 mm lang und 1—2 mm dick — erreicht (Abb. 1, Fig. 7 a+b).

Nachdem die Hummel ihr Winterquartier verlassen hat, reifen dann im Sphaerulariaschlauch (Fig. 8 a+b) unzählige Eier heran, die im Vier- bis Acht-Blastomerenstadium in die Leibeshöhle des Wirtes abgegeben werden (Hattingen 1956). 4- bis 7 Tage später schlüpfen die Larven aus dem Ei. In diesem Entwicklungsstadium sind die Larven noch nicht auswanderungsfähig („unreife“ Larven). Normalerweise halten sie sich bis zum Auswandern in der abdominalen Leibeshöhle auf; die Larven können aber auch in den Thorax und aktiv oder passiv (über das Dorsalgefäß) in den Kopf einwandern. Die Sphaerularien dringen auch häufig in die Skelett- und Flugmuskulatur sowie den Fettkörper ihres Wirtes ein und schädigen mehr oder weniger stark die Gewebe. Höchstwahrscheinlich vermögen die Larven über Verzweigungen des Tracheensystems auch ins Gehirn einzudringen. Die Nahrungsaufnahme der Larven erfolgt osmotisch aus der Wirtshaemolymphe über die Körperoberfläche; gespeichert werden die Nährstoffe in den Darmzellen (Madel 1966).

Nach 8 bis 10 Tagen sind die Parasiten zu „reifen“, auswanderungsfähigen Larven herangewachsen. Diese Larven durchbohren das Mitteldarme-

pithel, wandern im extraperitrophischen Raum des Darmlumens zum Enddarm und verlassen via Anus aktiv oder passiv den Wirt (Fig. 9 a, b, c und 10); was in der Regel von April bis Juni erfolgt. Nach einem auf 1 bis 2 Tage begrenzten Umherkriechen auf der Erde, währenddessen die meisten Larven charakteristische Winkbewegungen zeigen, verkriechen sich die Larven unter die Erde, wo sie nach kurzer Wanderung zur Ruhe kommen (Fig. 1).

Im Verlaufe der mehrmonatigen Freilandphase ernähren sich die Larven ausschließlich von den Nahrungsstoffen, die sie während der Embryonalentwicklung vom *Sphaerularia*-schlauch erhalten oder selbst aus der Wirtshaemolymphe osmotisch aufgenommen haben (vgl. oben). Nach zwei Häutungen (Fig. 2+3) werden die Würmer geschlechtsreif (Madel 1966). Nach der Begattung sterben die Männchen ab; die Weibchen infizieren die Hummelköniginnen.

Das Verhalten parasitierter Hummelköniginnen

Die Hummelköniginnen verlassen ihre Winterquartiere mit mehr oder weniger großen zeitlichen Verschiebungen. Sie sind abhängig von Artentümlichkeiten mit den jeweils im Frühjahr verschiedenen Freilandtemperaturen (Stein 1956 a). — In den ersten 1—2 Wochen ist der Nestbauinstinkt der Hummeln noch nicht entwickelt; die Tiere befliegen während dieser Zeit nur Blüten, um ihren Eigenbedarf an Nektar und Pollen zu decken.

Parasitierte und nichtparasitierte Hummelköniginnen derselben Art erscheinen im Frühjahr zur gleichen Zeit, d. h. die Parasitierung induziert weder eine Verlängerung noch eine Verkürzung der Winterruhe des Wirtes. Dagegen verlassen die von Strepsipteren (Fächerflügler) befallenen Andrenen (Sandbienen) ca. 4 Wochen früher als die gesunden Bienen ihre Winterquartiere (Brandenburg 1953).

In den ersten 1—2 Wochen zeigen mit *Sphaerularia bombi* infizierte Hummeln gegenüber nichtinfizierten Hummeln in ihrem Verhalten keine erkennbaren Unterschiede. Erst zu der Zeit, da nichtparasitierte Hummelköniginnen einen geeigneten Nistplatz gefunden und mit der Nestgründung begonnen haben, können infizierte und nicht infizierte Hummelköniginnen auf Grund verschiedenartiger Verhaltensweisen unterschieden werden. Von *Sphaerularia bombi* befallene Tiere haben die Fähigkeit, Pollen einzutragen, verloren (Hattingen 1956). Beobachtet man solche Hummeln bei ihren Flügen und Blütenbesuchen, so kann man erkennen, wie sie ihr hinteres Beinpaar bewegungslos nach unten hängen lassen; gesunde Königinnen führen dagegen mit diesen Extremitäten die charakteristischen höselnden Bewegungen aus. Die Unfähigkeit der *sphaerularisierten* Hummeln

Pollen einzutragen, hängt nicht vom Parasitierungsgrad (= Befallsintensität) ab; ein einziger Sphaerulariaschlauch bewirkt die gleichen Ausfallerscheinungen wie zwei oder mehr Schläuche.

Neben der Unfähigkeit Pollen zu sammeln zeigen die parasitierten Königinnen weitere, von der nichtinfizierten Hummel abweichende Verhaltensweisen. Ich machte hierzu folgende Beobachtungen:

- a) Die Blütenbesuche parasitierter Hummelköniginnen sind sehr viel kürzer als die gesunder Exemplare. Der leckend-saugende Rüssel wird bei der Nahrungsaufnahme häufig nur sekundenlang ausgeklappt; sehr oft wird der vorhandene Nektar überhaupt nicht aufgeschlürft. Bei solchen parasitierten Hummeln könnte man dieses Verhalten, welches offensichtlich ein abgekürztes Normalverhalten darstellt, überdies als „nervös“ und „unruhig“ bezeichnen.
- b) Die Flüge der infizierten Hummelköniginnen werden zunehmend schwerfälliger. Der langsame, träge Flug dicht über dem Erdboden, das Aufspüren von Löchern im Erdboden, das Aufwühlen von Erdreich mit den Extremitäten ist für alle infizierten Exemplare charakteristisch.

Das unter b) geschilderte Flugverhalten, das übrigens bei jenen Hummeln besonders stark ausgeprägt ist, deren Leibeshöhle auf Grund der hohen Befallsintensität besonders viele Eier und Larven enthält, wurde bereits von Hattingen (1956) und Stein (1956 a) beobachtet. Die Autoren betonen die Ähnlichkeit dieser Verhaltensweise der infizierten Hummeln mit der nichtinfizierter winterquartiersuchenden Hummelköniginnen.

Da die Untersuchungen von N. B. Palm (1948) und Hattingen (1956) ergaben, daß die Hummelgonaden unter dem Einfluß des Parasiten degenerieren, dürften die besonderen Verhaltensweisen sphaerularisierter Hummeln auf diese Rückbildung der Geschlechtsorgane zurückzuführen sein. Palm (1948) stellte bei seinen Untersuchungen weiterhin fest, daß die Corpora allata der Hummelköniginnen durch die Stoffwechselprodukte des Parasiten geschädigt werden und dadurch die Ovarienentwicklung in der Hummelkönigin unterbleibt. — Nach unserem derzeitigen Wissen über Insekten steuern die Corpora allata die Proteinsynthese in den heranwachsenden Eiern in der Weise, daß ihr Hormon die in den Fettkörpern gespeicherten Einweiße mobilisiert und somit zu transportfähigen Aminosäuren abbauen läßt; die Abbauprodukte werden über die Haemolymphe zu den Ovarien transportiert und in den Eiern zu Dottereiweiß synthetisiert (Engels 1965 und Engels & Bier 1967). Die Degeneration der Hummelovarien wäre demnach nicht auf direktem Weg durch Entzug der für den Aufbau bestimmten Nahrungsstoffe aus der Haemolymphe erfolgt, sondern auf indirektem Weg durch die Verhinderung der Proteineinlagerung in die Oocyten. Die von mir durchgeführte elektrophoretische Trennung der Haemolymphproteine ergab bisher in keinem einzigen Fall einen signifikan-

ten Unterschied zwischen den Proteinfraktionen parasitierter und nichtparasitierter Hummelköniginnen, ein Indiz mehr für die Annahme, daß die Degeneration der Gonade nicht die Folge einer Nahrungskonkurrenz zwischen Ovar und Parasit ist, sondern durch die Schädigung der Corpora allata hervorgerufen wird.

Die Auswanderungsphase der *Sphaerularia*-Larven

Nach Ausstoßung der Eier im Vier- bis Acht-Blastomerenstadium entwickeln sich die Larven innerhalb von 4 bis 7 Tagen. Durch reibend-presende Bewegungen des stiletlosen Kopfes wird die Eihülle gesprengt. Die geschlüpften Larven sind 0,7 mm lang und 0,02 mm dick ($n = 20$) und enthalten in allen Mitteldarmzellen in lockerer Anordnung Reservestoffe in Form von Fetten und Glycogen, wobei das Fett den überwiegenden Anteil ausmacht. Darmlumen ist bei den *Sphaerularia*-Larven durch ein Zusammenwachsen der Darmzellen total reduziert, worauf schon Leuckart (1887) hinwies. — Innerhalb von 8—10 Tagen werden über die Körperkutikula soviel Nahrungsstoffe aus der Wirtshaemolymphe osmotisch aufgenommen und als Fette und Glykogen in den Mitteldarmzellen gespeichert, daß sämtliche Lücken in den Mitteldarmzellen damit ausgefüllt werden (Madel 1966). Während dieser Zeit sind die Larven von 0,7/0,02 mm auf 0,8/0,02 mm herangewachsen, wobei aber keine Häutungen mehr stattfinden. Im Gegensatz zu dieser Art häutet sich die ähnliche Art *Sphaerulariopsis stammeri* nach Wachek (1955) im Wirt zweimal.

Diese so entstandenen „reifen“ Larvenformen sind nun in der Lage den Wirt zu verlassen. Gegenüber den „unreifen“ Stadien sind sie — abgesehen von dem erwähnten unterschiedlichen Füllungsgrad der Mitteldarmzellen — dadurch zu unterscheiden, daß sie keine weitere Nahrung mehr aufnehmen können, was mit veränderten Permeabilitätsverhältnissen der Körperkutikula zu erklären sein dürfte. Im Gegensatz zu den unreifen Larven zeigte die Körperbedeckung auswanderungsfähiger Larven gegenüber Neutralrot, Sudanschwarz B sowie Radiophosphat keine oder eine nur sehr geringe Durchlässigkeit.

Reife Larven sind außerdem durch eine größere und anders geartete Mobilität von unreifen Stadien zu unterscheiden. Unreife Larven zeigen eine langsame ringelnde, reife Larven eine lebhaft schlängelnde Bewegung. Die Ursache für diese verschiedenartigen Bewegungen kann nur vermutet werden. Vielleicht ist die Längsmuskulatur zu Beginn der larvalen Entwicklung noch nicht voll funktionstüchtig oder die Elastizität der Cuticula, welche bekanntlich neben dem hydrostatischen Skelett als Antagonist der Körperwandmuskulatur fungiert, ist noch nicht genügend entwickelt. In diesem Zusammenhang sei auf die unterschiedliche Permeabilität der Cuticula von unreifen und reifen Larven verwiesen; möglicherweise besteht

eine Korrelation zwischen Durchlässigkeit und Elastizität der Cuticula. Hierbei bedeutet große Durchlässigkeit schwache Elastizität und geringe Durchlässigkeit starke Elastizität.

Die Masse der *Sphaerularia*-Larven befindet sich im Abdomen des Wirtes. Man beobachtet sie aber auch in nicht geringer Zahl zwischen der Thoraxmuskulatur und im Kopf.

Da im Lumen des Rückengefäßes häufig Larven gefunden werden, ist anzunehmen, daß sie über diesem Weg passiv in den Kopf gespült werden (Abb. 2). Für die meisten Larven dürften Kopf und Thorax eine Sackgasse sein, es sei denn, daß die Larven wieder zurück in das Hummelabdomen gelangen und von dort den normalen Auswanderungsweg finden. Der hierzu notwendige Durchbruch ins Darmlumen muß aber auf mechanische Weise erfolgen, da die Larven funktionstüchtiger Oesophagusdrüsen, die lysierende Sekrete produzieren könnten, entbehren. Die Kontrolle vieler histologischer Mitteldarm-Quer- und -Längsschnitte zeigte, daß die Larven interzellulär durch die Darmwand ins Darmlumen gelangen müssen. Eine Zerstörung bzw. Schädigung von Darmzellen konnte nicht festgestellt werden, was zweifellos bei einer intrazellulären Durchdringung des Darmes der Fall wäre. Eine intrazelluläre „Passage“ würde sich auch in Anbetracht der hohen Fortpflanzungsrate des Parasiten sowohl für ihn als auch für den Wirt verhängnisvoll auswirken: Die Schädigung des Darmepithels hätte eine „Vergiftung“ der Wirtshaemolymphe und damit den Tod des Wirtes zur Folge.

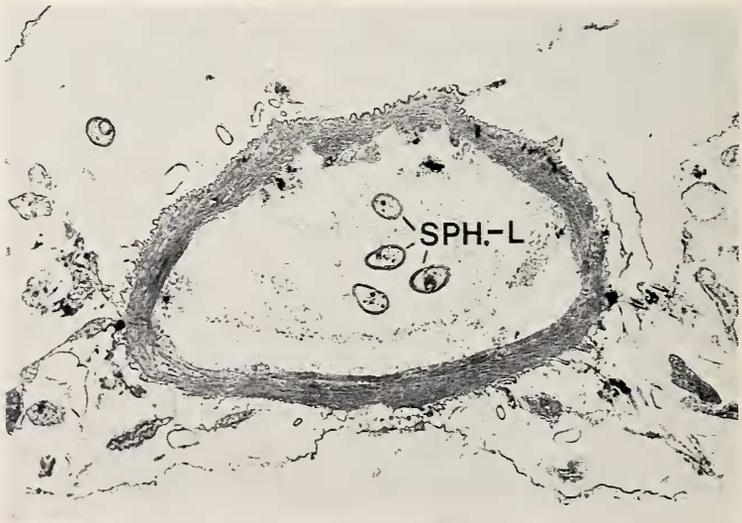


Abb. 2. Querschnitt durch das Dorsalgefäß einer infizierten Königin von *B. pratense*. 7 μ , Azan. — SPH.-L. = quergeschnittene Sphaerularialarven

Die in das Darmlumen eindringenden Larven zeigen ein thigmotaktisches Verhalten. Sie scheinen meist (oder immer?) in die Epitheleinfaltungen des Darmes, die durch Ausbildung von eng beieinanderliegenden Ringwülsten entstanden sind, einzudringen und sich von hier aus durch die Interzellubren zu bohren. Die Epitheleinfaltungen dienen den Larven offensichtlich als Widerpart während ihrer Bohrbewegungen. Haben die Larven das Darmlumen erreicht, so durchbohren sie nicht die peritrophische Membran des Mitteldarmes, sondern verbleiben im extraperitrophischen Raum. Dieses Verhalten ist im Hinblick auf die Tatsache von Bedeutung, daß sich oft mehrere, durch Delamination des gesamten Mitteldarmepithels entstandene Schichten dieser Membran ineinandergeschachtelt im Darmlumen der Hummel befinden. Für die weitere Entwicklung der auswandernden Larven ist es vollkommen belanglos, ob sie im intra- oder extraperitrophischen Raum wandern. Durch das Auswandern im extraperitrophischen Raum „erspart“ sich die Larve den energieverzehrenden Weg durch die vielschichtige peritrophische Membran.

In den Monaten April bis Juni (s. Abb. 1, Fig. 10+1) verlassen die *Sphaerularia*-Larven aktiv durch Eigenbewegungen den Wirt. Der passive Weg (die Ausscheidung der Larven während der Kotabgabe) kommt relativ selten vor; sofern dieser Fall eintritt, sind die Larven, wie bereits Hattingen (1956) beobachten konnte, bestrebt den Kottropfen möglichst schnell zu verlassen. In Abhängigkeit von den herrschenden Außentemperaturen und ihrer Artzugehörigkeit gehen die umherfliegenden gesunden Hummelköniginnen im Monat Mai sukzessiv an Zahl zurück, da sie inzwischen ihre Tätigkeit ausschließlich auf das Brutgeschäft beschränkt haben. Den Außendienst versehen nun die mittlerweile herangewachsenen Arbeiterinnen. Fast alle zu dieser Zeit trotzdem noch fliegenden Hummelköniginnen sind dann parasitiert; sie zeigen wegen der durch die Sphaerularisierung bedingten Degeneration der Gonaden keinen Nestbautrieb. Diese Hummeln verbreiten aber bei ihren noch weiterhin stattfindenden Flügen und Blütenbesuchen sowie beim Aufsuchen von Erdlöchern die *Sphaerularia*-Larven im Biotop. Ende Juni sind die meisten sphaerularisierten Hummeln gestorben.

Die Freilandphase des Parasiten

Nachdem die *Sphaerularia*-Larven ihren Wirt via Anus verlassen haben, zeigen sie als Einzeltier und im Verein mit anderen (viele Larven winden sich zu einem „zopfartigen“ Gebilde) ein ausgeprägtes „Winkverhalten“. Es konnte aber festgestellt werden, daß eine nicht unbeträchtliche Anzahl von Larven nicht „winken“ und sich bereits nach wenigen Stunden in die Erde verkriechen.

Wie allgemein bekannt ist, sind jene Nematodenlarven, welche ephemere Lebensstätten wie Aas, Exkremente etc. besiedeln, entscheidend auf

Phoresie (durch Arthropoden) angewiesen. Nematoden mit dieser Lebensweise zeigen häufig ein sog. „Winkverhalten“, wodurch ihnen die Chance zu einer Kontaktnahme mit einem Transporttier (z. B. aassfressende Arthropoden) erleichtert wird. Es lassen sich folgende „Winkformen“ unterscheiden: Platzwinker, Kriechwinker, Bäumchenwinker (Sachs 1950, zitiert nach Rühm 1956) und Röhrenwinker (Osche 1952). Nach Rühm (1956) sollen die Bäumchenwinker eine Mischung aus Platz- und Kriechwinkern darstellen. Die Platzwinker verharren stets am selben Platz; sie sind in hohem Maße auf eine Übertragung auf andere „frische“ Habitate angewiesen. Steht der Vektor nicht zur Verfügung, so sterben diese Nematoden ab; demgegenüber sollen die Kriechwinker in der Lage sein, beim Fehlen von Vehikeln aktiv einen ihnen zusagenden Biotop aufzusuchen.

Das Winkverhalten von *Sphaerularia* entspricht nach Ansicht des Verfassers offensichtlich dem Mischtyp aus Platz- und Kriechwinkern. Dieses Verhalten kann aber auf Grund der von äußerer Nahrungszufuhr unabhängiger Lebensweise der *Sphaerularia*-Larven nicht dem Transport durch Insekten zum Zwecke der Neubesiedlung von frischen Nahrungsquellen dienen, sondern höchstens zur Ausbreitung der Larven. Eine biologische Bedeutung des „Winkens“ in diesem Sinne ist aber wenig wahrscheinlich, da sich sonst die kontrollierten *Sphaerularia*-Gebiete vergrößern müßten. Solche Arealverbreitungen konnte ich aber bisher nicht nachweisen. Eine

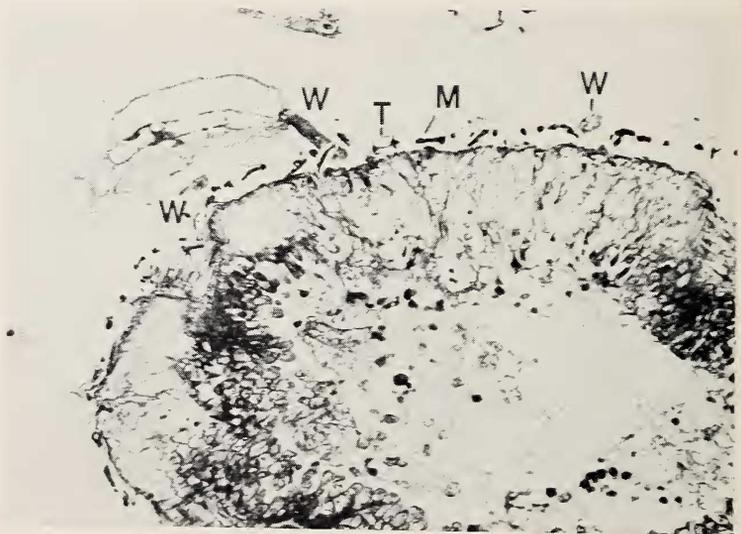


Abb. 3. Ausschnitt eines Mitteldarmquerschnittes einer infizierten *B. terrestris*-Königin. — 29. 3. 1971. 7 μ , Azan. — M = Muscularis, T = Tracheen, W = querschnittene *Sphaerularia*-Weibchen; ein Weibchen mit ausgestülptem Geschlechts-trakt (= Sphaerulariaschlauch)

Verschleppung von *Sphaerularia*-Larven durch Arthropoden könnte, das sei hier erwähnt, allerdings dann von Bedeutung werden, wenn Hummeln etwa durch Kulturmaßnahmen daran gehindert würden ihre „angestammten“ Winterquartiere aufzusuchen. Auf diese Weise ist z. B. ein Gebiet im Siebengebirge (Rosenau), das seit gut einem Jahrzehnt als ein stark verseuchtes Biotop bekannt ist (Hattingen 1956, Stein 1956 b, Madel 1966), seit einigen Jahren durch forstliche Kultivierung als Hummelbiotop verlorengegangen; die Hummeln wurden gezwungen, neue Biotope in der Nähe zu finden. Dabei könnte nun der Fall eintreten, daß die neuen Lebensräume *Sphaerularien* beherbergen, die statt durch Hummeln durch andere als Vektoren dienende Insekten dorthin transportiert wurden und so den Ausgangspunkt einer weiteren „Durchseuchung“ der Hummelweibchen darstellen (Lehmensick mdl.). Die Phoresie würde in diesem Falle weniger der Ausbreitung als der Erhaltung des Parasiten dienen. Der Nachweis dieser Verhältnisse ist jedoch bisher noch nicht gelungen.

Nach 1—2 Tagen ist die oberirdische Wanderphase beendet und die Larven verkriechen sich in die Erde. Im Erdboden wandern die Larven noch mehrere Tage umher. Sie können während dieser Zeit bis zu einem halben Meter weit und 20 cm tief kriechen (Madel 1966). Die zurückgelegten Entfernungen sind weitgehend von der Struktur und dem Feuchtigkeitsgehalt des Erdbodens abhängig. Untersuchungen von Crofton (1954) und Wallace (1958) haben überdies gezeigt, daß besonders die Dicke des Wasserfilms einen entscheidenden Einfluß auf die Fortbewegung von Nematodenlarven hat. So ist die Wandergeschwindigkeit des Pflanzenparasiten *Heterodera schachtii* bei einer Wasserfilmdicke von 2 bis 5 μ am größten. Innerhalb von einer Stunde legen diese Fadenwürmer unter solchen Bedingungen eine Wegstrecke von 100 mm zurück. Bei einer Dicke des Wasserfilms von 5 bis 10 μ beträgt die zurückgelegte Distanz nur noch 40 mm; bei einer Schichtdicke von 1 μ aber kaum 1 mm. Die mit der Abnahme der Wasserfilmdicke zunehmenden Spannungen im Wasserfilm behindern offensichtlich die Bewegungen der Nematoden. In den Laborversuchen fand ich die meisten Larven in 10 bis 15 cm Erdtiefe. Da die Überwinterungsplätze der Hummelköniginnen ähnlich tief liegen, könnte dieses Verhalten den *Sphaerularia*-Larven das Auffinden ihrer Wirte erleichtern.

Besonders interessant war die Beobachtung, daß sich alle Larven nach Abschluß ihrer Wanderung in verrotteten Pflanzenteilen verkriechen, zusammenrollen und in dieser Position bis zum Eintritt der Geschlechtsreife verharren. Das Eindringen der Larven in Pflanzenteile ist sicher als ein Zeichen des Feuchtigkeitsbedürfnisses zu deuten, das am ehesten in einem solchen Mikrohabitat, wie es ohne Zweifel diese Pflanzenteile darstellen, erfüllt werden kann (Madel 1966).

Unter Laborbedingungen, d. h. bei gleichmäßiger Applikation vieler reifer *Sphaerularia*-Larven auf die Erdoberfläche der Zuchtgefäße, fanden sich

später in den Pflanzenteilen sehr häufig mehrere Larven beieinanderliegend. Ob dieses Verhalten auch unter Freilandbedingungen zu beobachten ist, kann ich nicht entscheiden. Im Stadium der Geschlechtsreife könnten diese Aggregationen von besonderer Bedeutung werden, denn sie erhöhen die Chance der Geschlechterfindung und die Begattung beträchtlich. Bei den auswandernden Larven bestehen die Gonadenanlagen in beiden Geschlechtern nur aus einer einzigen Zelle (Leuckart 1887), die sich im ersten Drittel der hinteren Körperhälfte befindet und sich vom Darm kaum erkennbar abhebt. — Daß sich die Larven in jenen Pflanzenteilen weiterentwickeln, kann über viele Wochen lang nur an einer unbedeutenden Längenzunahme der Würmer und einer geringfügigen Vergrößerung der Geschlechtsorgananlagen erkannt werden (Madel 1966). Nach vier bis fünf Wochen besitzt die Mehrzahl der *Sphaerularia*-Larven 6- bis 8zellige Geschlechtsorgananlagen; nur relativ wenige Exemplare haben zellenreichere Gonadenanlagen entwickelt (40 Zellen).

Die während ihres parasitären Lebens in den Darmzellen gespeicherten Nährstoffe unterliegen in den ersten 2 bis 3 Monaten keinen (jedenfalls optisch) faßbaren Abbauprozessen. Sowohl der Energiestoffwechsel als auch der Baustoffwechsel sind äußerst geringfügig, da eine Lokomotion der Larven nur während der ersten Tage ihrer Freilandphase stattfindet (vgl. S. 137) und die Geschlechtsorgane, wie erwähnt, nur sehr langsam heranwachsen. Eine forciere Weiterentwicklung der Geschlechtsorgane beobachtete ich nur zur Zeit der Häutungen. Während drei Beobachtungsjahren (1966, 1970, 1971) häuteten sich die meisten Larven in Laborzuchten in den Monaten September und Oktober. Die erste Exuvie wird nicht abgestreift, sondern umgibt die Larve in Form einer sehr dehnungsfähigen Scheibe, in der sich die Larve gut bewegen und drehen kann. Innerhalb dieser Haut vollzieht sich in wenigen Tagen die zweite Häutung; die entstehende zweite Exuvie ist deutlich dünner als die erste und entbehrt außerdem der oralen und analen Kutikulafäden (Madel 1966). Ich bin (bestärkt durch die gleichen Untersuchungsergebnisse in den Jahren 1970 und 1971) nach wie vor der Meinung, daß es sich hierbei um eine echte 2. Häutung handelt. Darin stimme ich mit Leuckart (1887) überein, befinde mich aber im Widerspruch zu Wachek (1955), der für *Sphaerularia bombi* nur eine Häutung angibt.

Die adulte *Sphaerularia bombi* verläßt die zweite Exuvie bevor sie aus der ersten schlüpft. Während schon wenige reibend-pressende Bewegungen des Kopfes genügen um die sehr dünne zweite Exuvie zu sprengen, reißt die dickere erste Exuvie frühestens nach 30 sec. intensivster Stoßbewegungen auf. Nach der zweiten Häutung lassen sich männliche und weibliche Tiere unterscheiden. So besitzen die Männchen gut sichtbare paarige Spiculae (Wachek, 1955). Die Darmzellen der Geschlechtstiere sind

vakuolisiert, da die im Darm gespeicherten Nährstoffe teilweise zum Aufbau der weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane benötigt wurden.

In den Laborzuchten konnte ich ein Geschlechtsverhältnis 2 : 1 zugunsten der Weibchen feststellen. Nach Eintritt der Geschlechtsreife kommt es bald zur Begattung. In den Laborzuchten ließen sich keine Kopulationen beobachten; aber die Tatsache, daß in den Zuchten zahlreiche Weibchen mit spermagefülltem Uterus auftraten, spricht eindeutig für eine in den Zuchtgefäßen stattgefundene Kopula. Die Begattung der *Sphaerularia*-Weibchen erfolgt bereits auf dem Stadium noch unterentwickelter Gonaden, d. h. Ovar, Uterus und Vagina bestehen noch aus relativ wenigen Zellen. Dieser Begattungsmodus, der als Koriogamie (Wülker 1923, Wachek 1955) bezeichnet wird, ist für viele Nematoden charakteristisch.

In den Laborzuchten kommt es, da sich die Sphaerularien meistens in feuchten verrotteten Pflanzenteilen versammeln, unter diesen Bedingungen offensichtlich leicht zu Begattungen, was die zahlreichen mit Sperma gefüllten Weibchen in den Zuchten recht eindrucksvoll dokumentieren. Im Freiland dagegen dürfte auf Grund der wesentlich geringeren Populationsdichte die Chance, daß sich die Geschlechter finden, geringer sein. Trotzdem scheint bereits eine mäßige Populationsdichte eine ausreichende Kopulationsrate zu gewährleisten, was aus folgendem Freilandversuch ersichtlich ist: Auf die 100 cm² große Oberfläche eines 10 cm mächtigen Erde-Sand-Torf-Gemisches wurden 200 *Sphaerularia*-Larven gleichmäßig verteilt; nach einer Woche wurden unter der Versuchsfläche Proben aus verschiedenen Erdtiefen entnommen. Unter 21 Stichproben, von denen je 7 aus 30 mm, 50 mm und 80 mm Tiefe stammen, fanden sich 4 Stichproben, in denen jeweils 3 (aus 30 mm Tiefe), 2 mal 4 (aus 50 mm Tiefe) und 7 (aus 50 mm Tiefe) Individuen eng in Körperberührung (!) vergesellschaftet waren. — Unter natürlichen Bedingungen wird eine Konzentration von Sphaerularien auf engem Raum offensichtlich dadurch gefördert, daß infizierte Hummelköniginnen „ihre“ Sphaerularien auf einem engbegrenzten Areal verstreuen, wobei die Hummel stets ausgewählte Kleinstbiotopie (Spalten, Mauselöcher etc.) anfliegen. — Ich konnte nicht klären, auf welche Art und Weise die Sphaerularien zueinander finden. In der Literatur wird bei der Erörterung dieses Problems bei anderen Nematoden häufig eine chemotaktische Anlockung postuliert; es konnte aber bisher hierzu keine experimentellen Beweise erbracht werden. Eine geruchliche Anlockung ist aber zweifelsohne nur über eine sehr kurze Distanz möglich.

In den Zuchten konnte außerdem hin und wieder eine forcierte Entwicklung der Larven zu geschlechtsreifen Würmern konstatiert werden; bereits 6—8 Wochen nach dem Schlüpfen der Larven aus dem Wirt ließen sich geschlechtsreife Würmer (Madel 1966) beobachten. In der Kultur, wahrscheinlich auch im Freiland, verringert sich nach erfolgter Begattung die

Anzahl der Männchen sehr schnell; sie sterben ab. Die Weibchen müssen dagegen die Hummel in ihren unterirdischen Winterquartieren aufsuchen. Bei *Sphaerularia bombi* ist also das Männchen kein Parasit, was übrigens für alle Tylenchiden bis auf eine Ausnahme charakteristisch ist. Diese Ausnahme ist die monotypische Gattung *Peraphelenchus* (Superfam. Aphelelenchoidea), die in beiden Geschlechtern und in allen Entwicklungsstadien in Coleopteren parasitiert (Wachek 1955).

Bei den meisten entoparasitischen Tylenchiden ist die Zeit, während der sich bestimmte Parasitenstadien (Larven und Geschlechtstiere) im Freiland aufhalten, auf 1—3 Wochen beschränkt, die normalen abiotischen Faktoren können deshalb hier kaum entscheidenden Einfluß auf die Freilandlarven ausüben. Dagegen ist bei *Sphaerularia bombi* die Freilandphase mit 3—4 Monaten ungleich länger; mithin dürften die Auswirkungen von Feuchtigkeit, Trockenheit und Temperatur auf Larven und Geschlechtstiere von erheblicher Bedeutung sein.

So ist mäßig feuchte Erde, wie ich ermitteln konnte, für die Entwicklung der Larven zu Geschlechtstieren unerlässlich. Larven, die aber nur im Wasser gehalten wurden, gehen nach 1—3 Wochen zugrunde. Gegenüber osmotisch wirksamen Flüssigkeiten wie Aqua dest. und Aqua bidest. sind die *Sphaerularia*-Larven ziemlich widerstandsfähig; dies spricht für eine geringe Permeabilität der Larvenkutikula (vgl. a. S. 139). In diesen Medien konnten die *Sphaerularia*larven mehrere Tage leben! Die Widerstandsfähigkeit gegenüber Trockenheit ist dagegen nach weiteren Beobachtungen nur schwach entwickelt. So waren nach einer zweiwöchigen Trockenperiode die meisten *Sphaerularia*-Larven in den Kulturgefäßen abgestorben; nur wenige Larven zeigten nach Wiederbefeuchten noch deutliche Bewegungen. Diese Beobachtungen stehen allerdings im krassen Widerspruch zu den Befunden von Stein (1956 b). Nach diesem Autor hielten sich die *Sphaerularia*-Larven auf einem im Laufe der Zeit ausgetrockneten Agrarnährboden, der mit einer Erdabkochung zubereitet und teilweise mit Aktivkohle bestreut worden war, über 2 Jahre; danach konnten die Larven durch Befeuchten wieder zu lebhaften Bewegungen angeregt werden. Man kann sich diesen abweichenden Befund wohl nur so erklären, daß in dem Nährboden noch eine für die Erhaltung der Lebensfunktion der Larven ausreichende Feuchtigkeitsmenge vorhanden war, bzw. daß das Medium ausreichend hygroscopisch reagierte. — Über die Bedeutung der Feuchtigkeit für die Entwicklung vieler in Insekten parasitierenden Nematoden und deren mangelnde Widerstandsfähigkeit gegenüber Trockenheit berichtet Wülker (1923) näheres (danach werden *Allantonema*-Larven, Ord. Tylenchida, schon durch kurze Austrocknung getötet!).

Nach vollendeter Begattung dringen die weiblichen *Sphaerularien* in der Regel noch im Herbst in die in ihren Winterquartieren ruhenden Hummelköniginnen ein. Damit ist die Freilandphase der *Sphaerularien* beendet.

Wie an anderer Stelle noch ausführlicher berichtet wird, konnten an Hummeln auch Spätinfektionen mit *Sphaerularia* festgestellt werden, die durch das gelegentliche Auffinden von jungen *Sphaerularia*-Schläuchen während der Monate Mai und Juni nachweisbar sind; zu dieser Zeit findet man sonst nur ausgewachsene *Sphaerularia*-Schläuche, die ihre Eier bereits in die Hummelleibeshöhle abgegeben haben. Zu ähnlichen Befunden kam auch Hattingen (1956). Ihre Erklärung, daß es sich um eine späte Invasion der *Sphaerularia*-Weibchen handeln mußte, erschien plausibel, war aber zunächst nicht belegbar. Erst durch die erfolgreiche Zucht von geschlechtsreifen Würmern (Madel 1966) wurde es möglich, die Lebensdauer von *Sphaerularia*-Weibchen zu untersuchen. Hierzu wurden unter Berücksichtigung der Tatsache, daß sich die *Sphaerularia*-Larven und die Geschlechts-tiere mehrere Zentimeter tief in der Erde aufhalten, die Laborgefäße (die begattete Weibchen enthielten!) in größere, mit einem Sand-Erde-Torf-Gemisch gefüllte Schalen eingebettet und dann den winterlichen Freilandtemperaturen ausgesetzt. Im anschließenden Frühjahr wurden lebende *Sphaerularia*-Weibchen wiedergefunden, wodurch bewiesen war, daß *Sphaerularia*-Weibchen nach vollzogener Kopula längere Zeit bei niedrigeren Temperaturen im Freiland überleben können. Die Bodentemperaturen in 10 cm Tiefe betragen während dieser Versuche im Bonner Raum in den Wintermonaten November—Februar 1969/70 $-1,5^{\circ}\text{C}$ und 1970/71 -2°C . Ob diese so zwangsüberwinternden *Sphaerularia*-Weibchen noch Hummelköniginnen infizieren können, konnte nicht geprüft werden. Doch die Tatsache, daß diese Würmer noch über genügend Reservestoffe (Fette und Glykogen) verfügten, läßt vermuten, daß diese Nematoden noch infektionstüchtig waren (vgl. a. S. 139).

Die Einwanderungsphase der *Sphaerularia*-Imagines

Obwohl immer nur infizierte Hummelköniginnen gefunden wurden (vgl. Leuckart 1887, Schneider 1866, Hattingen 1956, Stein 1956 b und Madel 1966), war es lange unklar, ob die *Sphaerularia* direkt die Hummelköniginnen befallen oder ob sie nicht bereits in die Hummel-Larven eindringen, um dann über das Puppenstadium in das adulte Tier zu gelangen. Von den in Ipiden schmarotzenden Tylenchiden ist beispielsweise bekannt, daß diese bereits das Larven- bzw. Puppenstadium der Borkenkäfer befallen; erst nach der Metamorphose des Käfers zur Imago verläßt die Nematode ihren Wirt (Rühm 1956).

Erst nachdem es mir gelungen war, die erfolgreiche Aufzucht von geschlechtsreifen und begatteten *Sphaerularia*-Weibchen zu erreichen, konnte der Infektionsmodus eindeutig geklärt werden (vgl. Madel 1966).

Bezüglich des Befalls ergibt sich nun die Frage, ob spezifische Reize vom Wirt ausgehen und dadurch die *Sphaerularia* angelockt werden oder

ob der Parasit durch zielloses Umherkriechen zufällig auf den Wirt trifft. In diesem Zusammenhang machte ich folgende Versuche:

1. Mehrere moderne Pflanzenteile, die (wie eine vorherige Prüfung ergab) zahlreiche Sphaerularien-Individuen enthielten, wurden auf ein ca. $+5^{\circ}$ C temperiertes schwarzes und feuchtes Filterpapier gelegt. Nach einem Tage wurden die Proben kontrolliert. Ergebnis: Einige begattete und unbegattete Würmer hatten das Pflanzenteil verlassen und waren mehrere Zentimeter weit gewandert.
2. In einem Abstand von 3 cm wurden neben winterruhenden nichtparasitierten *B.-terrestis*-Weibchen begattete *Sphaerularia*-Weibchen deponiert (Hummeln und Sphaerularien befanden sich auf feuchtem schwarzen Filterpapier; die Umgebungstemperatur betrug $+5^{\circ}$ C). Die Temperatur von $+5^{\circ}$ C wurde gewählt, weil die Bodentemperatur in 10 cm Tiefe im Freiland in den Monaten September-Oktober, dem Zeitpunkt der Infektion der Hummeln, um diesen Wert schwankt. Ergebnis: Auch hier zeigten die Sphaerularien ein deutliches Wanderverhalten; eine bevorzugte Wanderung in Richtung Hummel ließ sich aber nicht feststellen.

Ungeachtet dieser negativen Befunde läßt sich aber die Auffassung vertreten, daß die Sphaerularien nach einer Periode des ziellosen Wanderns jedoch aus sehr kurzer Entfernung von der Hummel chemotaktisch angelockt werden. Der hohe Prozentsatz superparasitierter Hummeln ließe sich durch diese Art der Wirtsfindung am besten erklären. Der Nachweis einer chemotaktischen Anlockung ist bei in Insekten parasitierenden Nematoden allerdings bisher noch nicht erbracht worden. Für den Pflanzen-Parasiten *Heterodera* hingegen gelang dieser Nachweis. Lee (1965) beobachtete, daß *Heterodera*-Larven über eine Distanz von 2 cm von den Wurzeln der Wirtspflanze angelockt werden; da diese Attraktivität auch nach Entfernung der Wurzeln bestehenbleibt, war damit die chemische Natur dieser „Locksubstanz“ bewiesen.

Leider kann ich gegenwärtig noch nicht sagen, auf welchen Wegen die Sphaerularien in die überwinternde Hummelkönigin gelangen. Auszuschließen ist wohl die zufällige passive Aufnahme der Parasiten per os durch die Hummel selbst, da sie während ihrer Winterstarre keine diesbezüglichen Aktivitäten zeigt. Der Parasit muß also aktiv in den Wirt eindringen, was grundsätzlich für Mund, After, Intersegmentalhäute und Stigmen möglich ist (vgl. Abb. 1, Fig. 5 a, S. 135).

Von den parasitischen Tylenchiden kennt man aber die Infektionspfoten: Hier benutzen die begatteten Weibchen den Enddarm oder die Intersegmentalhäute (Wachek 1955, Rühm 1956). Aus der Superfamilie Aphelelenchoidea (wozu auch *Sphaerularia bombi* gehört) ist nach Wachek nur bei *Entaphelenchus aliante* der Infektionsweg bekannt; die Weibchen dieser Art dringen über die Intersegmentalhäute in die Wirtspuppe ein. An mit *Sphaerularia bombi* infizierten Hummelköniginnen, die unmittelbar nach dem Verlassen ihrer Winterquartiere gefangen und präpariert wurden, konnte ich aber immerhin beobachten, daß in der vordersten Region des Mitteldarmes an dessen Außenseite zahlreiche *Sphaerularia*-Weibchen angeheftet waren, die kleine ausgestülpte

„Schläuche“ besaßen; in einer *B. terrestris*-Königin wurden 25 solcher „Schläuche“ gezählt (ähnliches beobachtete auch Leuckart 1887). Um festzustellen, welcher Art die Bindungen zwischen Wirtsdarm und Parasit waren, wurden zusätzlich Querschnitte von dieser (sphaerulariabefallenen) Mitteldarmregion angefertigt. Auf der Abbildung 3 kann man deutlich erkennen, daß die weiblichen Würmer teilweise in den „Maschen“ der Darmmuskularis verankert liegen.

Insgesamt lassen sich aus diesen Befunden folgende Schlußfolgerungen ziehen:

1. Die *Sphaerularia*-Weibchen durchbohren wahrscheinlich kurz hinter dem Honigmagen das Mitteldarmepithel vom Darmlumen her und bleiben in der Muskularis des Darmes „hängen“; hier beginnen sie mit der Ausstülpung ihres Geschlechtsapparates. Wenn dieser Infektionsmodus zutrifft, muß die Infektion über den Darm als Oral- oder Analinfektion erfolgen. Die Konzentration der *Sphaerularia*-Weibchen im vordersten Mitteldarmabschnitt läßt überdies vermuten, daß dieser Darmteil aus noch unbekanntem Gründen für die Sphaerularien besonders leicht zu durchbohren ist. Alle Sphaerularien, bei denen man anhand von Längsschnitten Körpervorder- und -hinterende unterscheiden konnte, waren übrigens stets mit ihrem Vorderende zur Leibeshöhle der Hummel orientiert. Das könnte gleichfalls auf einen Weg des Wurmes aus dem Darmlumen in die Leibeshöhle hindeuten.
2. Die auffällige Konzentrierung der Sphaerularien auf einem bestimmten Abschnitt des Mitteldarmes schließt aber einen anderen Infektionsweg (z. B. durch die Intersegmentalhäute) nicht aus. In diesem Falle wäre das Verhalten der Sphaerularien, sich an bestimmten Organteilen zu sammeln, eine echte „Organotropie“, die im Sinne der Definition von Taxis und Tropismus eigentlich richtiger als Organotaxis zu bezeichnen wäre. Vielleicht diffundieren im ersten Mitteldarmabschnitt besonders viele Nahrungsstoffe das Darmepithel, die dann direkt von den Sphaerulariaschläuchen abgefangen, also resorbiert werden. Für diese Annahme fehlen aber bislang jegliche experimentellen Beweise.
3. Die Perforation der Intersegmentalhaut oder/und des Darmes durch die weibliche *Sphaerularia* erfolgt offensichtlich mittels Sekreten der Oesophagusdrüse, die das betreffende Gewebe histolysieren. Als ein Bestandteil des Sekretes konnten vom Verfasser unspezifische Esterasen nachgewiesen werden. Poinar & Doncaster (1965) beschrieben für *Tripius sciare* (Sphaerulariidae) eine mechanische (mit Hilfe des Bohrstachels erfolgende) oder chemische (durch Enzyme stattfindende) Durchbohrung der Kutika der Wirtslarven bzw. -puppen. Interessant ist die Beobachtung dieser Autoren, daß sich die *Tripius*-Larve während des Eindringens in die Leibeshöhle häutet und die „zurückbleibende“ Exuvie die Kutikula-Wunde verschließt.

Zusammenfassung

Der in der Leibeshöhle verschiedener Hummelköniginnen-Arten parasitierende weibliche Nematode *Sphaerularia bombi* produziert im Frühjahr Tausende von Eiern. Nach 4 bis 7 Tagen schlüpfen die Larven, die während weniger Tage Nährstoffe aus der Wirtshaemolymphe osmotisch über die Körperoberfläche aufnehmen und in ihren Mitteldarmzellen in Form von Fett und Glycogen speichern. Die so mit Nährstoffen beladenen Larven durchbohren mechanisch interzellulär das Mitteldarmepithel und gelangen aktiv oder passiv durch den extraperitrophischen Raum des Mitteldarmes via Anus nach außen.

Im Freiland zeigen die meisten Larven für 1 bis 2 Tage ein Wander- und Winkverhalten. Nach dieser Zeit kriechen sie ca. 10 cm tief in die Erde und entwickeln sich dort bis zum September-Oktober zu geschlechtsreifen Würmern. Während dieser Entwicklungszeit brauchen die Würmer ein mäßig feuchtes Substrat. Nach der Begattung sterben die Männchen, während die Weibchen auf noch unbekanntem Wege die winter ruhende Hummelkönigin infizieren.

Die Häufung von vielen Sphaerularien in der Darmmuskularis des vordersten Mitteldarmabschnittes sprechen für eine Oralinfektion. Die häufig zu beobachtenden Spätinfektionen von Hummelköniginnen (im Mai und Juni werden Hummeln mit sehr kleinen Sphaerulariaschläuchen gefunden) ist höchstwahrscheinlich auf die Fähigkeit der *Sphaerularia*-Weibchen zurückzuführen, den winterlichen Freilandtemperaturen außerhalb der Wirte zu widerstehen, um erst im nächsten Frühjahr Hummeln zu infizieren.

Summary

The female nematode *Sphaerularia bombi* which lives in the body cavity of different species of bumble-bee-queens, evaginates its whole reproduction tract through the vulva. This external reproduction-organ (= Sphaerulariaschlauch) produces thousands of eggs in spring time. After 4 to 7 days the larvae hatch and absorb their nourishment out of the host-haemolymph for a few days through the whole body surface and store up this nourishment in the intestine-cells as glycogen and fat. These larvae, replete with food, mechanically penetrate intercellular the cells of the bumble-bee's intestine and get outside, actively or passively through the extraperitrophic cavity of the intestine via anus. Outside any host the activity of the majority of larvae is characterized by migrating and "waving" for one or two days. After this time they move into the ground ca. 10 cm deep, and develop there until September-October into worms, which have reached the stage of fertility. During this time of development the larvae are influenced by abiotic factors. The worms are particularly susceptible to aridity. Precondition for their development is a moderately humid substrate. After mating the males die, while the females in a hitherto unknown manner infect the hibernating bumble-bee-queen. The accumulation of many *Sphaerularia* in the muscularis of the anterior part of the mid-intestine suggest an oral-infection.

Often the bumble-beequeens are infected by *Sphaerularia* females not in autumn but in the following spring. This fact can be explained by the ability of the *Sphaerularia* females to resist the low temperatures in winter outside the host.

Literatur

- Brandenburg, J. (1953): Der Parasitismus der Gattung *Stylops* an der Sandbiene *Andrena vaga* PZ. Z. Parasitenkunde 15, 457—475.
- Croll, N. A. (1970): The behaviour of Nematodes. Edward Arnold (Publishers) London, 1—118.

- Crofton, H. D. (1954): The vertical migration of infective larvae of Strongyloid nematodes. *J. Helmint.* 28, 35—52.
- Engels, W., und K. Bier (1967): Zur Glykogenspeicherung während der Oogenese und ihrer vorzeitigen Auflösung durch Blockierung der RNS-Versorgung (Untersuchungen an *Musca domestica* L.). *Roux' Arch. Entwicklungsmechanik* 158, 64—88.
- Engels, W. (1965): Der zeitliche Ablauf von Protein- und Kohlenhydratsynthesen in der Oogenese bei *Apis mellifica* L. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.*, 243—251.
- Hattingen, R. (1956): Beiträge zur Biologie von *Sphaerularia bombi* Leon Dufour, 1837. *Zentralbl. Bakteriol., Parasitkde, Inf. Hyg. (II. Abt.)* 109, 236—242.
- Lee, D. L. (1965): *The Physiology of Nematodes*. Oliver and Boyd London.
- Leuckart, R. (1887): Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. *Abh. kgl.-sächs. Ges. Wiss.* 22, 567—704.
- Madel, G. (1966): Beiträge zur Biologie von *Sphaerularia bombi* Leon Dufour 1837. I. Mitteilung. *Z. Parasitkde.* 28, 99—107.
- Osche, G. (1952): Die Bedeutung der Osmoregulation und des Winkverhaltens für freilebende Nematoden. *Z. Morph. Ok. Tiere* 41, 54—77.
- Palm, N. B. (1948): Normal and pathological histology of the ovaries in *Bombus* Latr. *Opuscula Entomol.* 7.
- Poinar, G. O. jr. and C. Donacaster (1965): The penetration of *Tripilus sciarae* (Bovien) (Sphaerulariidae, Aphelenchoidea) into its insect host, *Bradysia paupera* Tuom (Mycetophilidae, Diptera). *Nematologiaca (Leiden)* 2, 73—78.
- Rühm, W. (1956): Die Nematoden der Ipiden. *Parasitol. Schriftr.* 6, 1—437.
- Schneider, A. (1866): *Monographie der Nematoden*. Berlin.
- Stein, G. (1956 a): Beiträge zur Biologie der Hummel (*B. terrestris* u. a.). *Zool. Jb., Abt. Morph. Okol.*, 439—462.
- (1956 b): Weitere Beiträge zur Biologie von *Sphaerularia bombi* Leon Dufour 1837. *Z. Parasitenkde* 17, 383—393.
- Wachek, F. (1955): Die entoparasitischen Tylenchiden. *Parasitol. Schriftr.* 3, 1—119.
- Wallace, H. R. (1958): Movement of eelworms. I. The influence of pore size and moisture content of the soil on the migration of larvae of the beet eelworm, *Heterodera schachtii* Schmidt. *Ann. appl. Biol.* 46, 74—85.
- Wülker, G. (1923): Über Fortpflanzung und Entwicklung von *Allantonema* und verwandten Nematoden. *Ergebn. Fortschr. Zool.* 5, 389—507.

Anschrift des Verfassers: Dr. Günter Madel, University of Nairobi, Department of Entomology, Nairobi, Kenya, P. O. B. 30197